

Ecological Indicators 74 (2017) 241–260 Listas de contenidos disponibles en ScienceDirect Ecological Indicators journal homepage:

www.elsevier.com/locate/ecolind Review Pathways para cerrar la brecha del

realismo biofísico en los enfoques de mapeo de servicios ecosistémicos

Sandra Lavorel a, *, Anita Bayer b, Alberte Bondeau, Sven Lautenbachd,

Ana Ruiz-Fraue, Nynke Schulpf, Ralf Seppelt g, Peter Verburgf, Astrid van

Teeffelenf, Clémence Vannier a, Almut Arnethb, Wolfgang Cramer c, Nuria

Marba ea Laboratoire d'Ecologie Alpine, CNRS – Université Grenoble Alpes

UMR 5553, CS 40700, 38058 Grenoble Cedex 9, Francia b Instituto de

Tecnología Karlsruhe (KIT), Instituto de Meteorología e Investigación

Climática, Investigación Ambiental Atmosférica, Kreuzteckbahn Str. 19,

82467 Garmisch-Partenkirchen, Alemania c Institut Méditerranéen de

Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), UMR CNRS 7263 /

IRD 237, Bâtiment Villemain, Europole de l'Arbois – BP 80, 13545, Aix-en-

Provence cedex 04, Francia d Universidad de Bonn, Facultad de Agricultura

Instituto de Geodesia y Geoinformación, Nußallee 1, 53115, Bonn, Alemania

e Departamento de Investigación del Cambio Global, IMEDEA (CSIC-UIB),

Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, Miquel Marqués 21, 07190

Espolles (Illes Balears), España f Institute for Environmental Studies

(IVM), VU University Amsterdam, De Boelelaan 1087, 1081 HV, Amsterdam,

Países Bajos g UFZ – Helmholtz Center for Environmental Research,

Departamento de Ecología del Paisaje Computacional, Permoserstr. 15,

04318 Leipzig, Alemania articleinfo Historia del artículo: Recibido el 17

de mayo de 2016 Recibido en forma revisada 4 de noviembre de 2016

Aceptado el 8 de noviembre de 2016 Disponible en línea el 1 de diciembre

de 2016 Palabras clave: Proveedor de servicios de ecosistemas Modelado

espacial Evaluación biofísica Distribución de especies Rasgos funcionales

Resumen de modelo de ecosistema a gran escala El El mapeo del suministro

de servicios ecosistémicos se ha vuelto bastante común en la práctica de

evaluación de servicios ecosistémicos para los ecosistemas terrestres,

pero la cubierta terrestre sigue siendo el indicador más común de la

capacidad de los ecosistemas para prestar servicios ecosistémicos. Para

los ecosistemas marinos, la práctica es aún menos avanzada, con un claro

déficit en evaluaciones espacialmente explícitas del suministro de

servicios de los ecosistemas. Esta situación, que genera una considerable

incertidumbre en la evaluación de la capacidad de los ecosistemas para

apoyar el bienestar humano actual y futuro, contrasta con una mayor

comprensión del papel de la biodiversidad terrestre y marina para el

funcionamiento del ecosistema y, por lo tanto, para los servicios del

ecosistema. Este documento proporciona una síntesis de los enfoques,

modelos y herramientas disponibles, y fuentes de datos, que pueden

vincular mejor el mapeo del servicio del ecosistema con la comprensión

actual de la función de los organismos del servicio del ecosistema y la

estructura de la tierra / paisaje marino en el funcionamiento del

ecosistema. Con base en una revisión de la literatura, los modelos y las

métricas georreferenciadas asociadas se clasifican de acuerdo con la

forma en que se representa el uso de la tierra o el mar, los procesos

ecológicos y especialmente los efectos sobre la biodiversidad.

Distinguimos cinco tipos de modelos: basados ??en proxy, fenomenológicos,

basados ??en nichos, basados ??en rasgos y procesos completos. Se

presentan ejemplos de cada tipo de modelo y se consideran los requisitos

de datos. Nuestra síntesis demuestra que la comprensión actual del papel

de la biota en los servicios de los ecosistemas puede incorporarse

efectivamente en los enfoques de mapeo y abre vías para el desarrollo de

modelos adicionales utilizando enfoques híbridos adaptados a los recursos

disponibles. Terminamos discutiendo formas de resolver las fuentes de

incertidumbre asociadas con la representación del modelo de procesos

bióticos y con disponibilidad de datos. © 2016 Elsevier Ltd. Todos los

derechos reservados. Contenidos 1. Introducción.

.

242	2. Métodos.	
243	3. Resultados.	
243	3.1. Modelos proxy.	
243	* Autor para correspondencia.	
Dirección de correo electrónico: sandra.lavorel@univ-grenoble-alpes.fr		
(S. Lavorel). http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.015 1470-160X /		
© 2016 Elsevier Ltd. Todos los derechos reservados. 242 S. Lavorel y col.		
/ Indicadores ecológicos 74 (2017) 241-260 3.1.1. Fortalezas y		
debilidades para la práctica.		
244		
3.2.	Modelos fenomenológicos.	
244	3.2.1. Fortalezas y	
debilidades para la práctica.		
245		
3.3.	Modelos basados ??en nichos.	
249	3.3.1.	
Fortalezas y debilidades para la práctica.		
250	3.4. Modelos basados ??en rasgos.	
250	3.4.1. Fortalezas y debilidades para la práctica.	
251	3.5. Modelos completos basados ??en procesos.	
251	3.5.1. Modelos de procesos a gran escala.	
251	3.5.2. Modelos de procesos de	
escala local a paisaje.		
253	3.5.3.	
Fortalezas y debilidades para la práctica.		
253	4. Discusión.	

253	4.1. Futuras vías para aumentar el realismo biofísico en el mapeo ES.
253	4.2. Incertidumbre y validación de modelos espacialmente explícitos de oferta de ES.
254	5. Conclusión.
255	Agradecimientos.
255	Apéndice A. Datos suplementarios.
255	referencias.
255	1.

Introducción Los servicios de los ecosistemas (ES) se originan a partir de ecosistemas espacialmente estructurados y paisajes terrestres / marinos, y su dinámica a lo largo del tiempo. Por lo tanto, la cuantificación del aprovisionamiento de SE debe tener en cuenta los patrones y procesos espacio-temporales. Aunque esto es evidente, hasta ahora este desafío no se ha resuelto lo suficiente (Bennett et al., 2015). La cuantificación espacialmente explícita de ES utilizando métricas georreferenciadas y enfoques basados ??en SIG ha ganado importancia recientemente a través de las necesidades de los encargados de la toma de decisiones y políticas para evaluaciones de ES globales a locales (Maes et al., 2012; Martinez-Harms et al., 2015). Necesidades similares surgen de las prácticas emergentes de planificación terrestre y marina (Outeiro et al., 2015; von Haaren y Albert, 2011) o la decisión de gestión de la tierra (por ejemplo, en agricultura o silvicultura; Doré et al., 2011; Grêt-Regamey et al. , 2013; Soussana et al., 2012) que incorporan servicios ecosistémicos entre los criterios de asignación y gestión de uso. Sin embargo, la fiabilidad del mapeo de ES varía en función de los métodos empleados. Por ejemplo, en una revisión de 107 estudios, Lautenbach et al. (2015) descubrieron que, si bien la mitad de los estudios de servicios ecosistémicos se basaron en enfoques de tabla de consulta relativamente simples que atribuyen valores fijos para determinados tipos de cobertura del suelo, casi un tercio de los estudios de servicios ecosistémicos realizados entre 1966 y 2013 asignaron servicios ecosistémicos. Este mapeo se realiza en la mayoría de los casos en función de la composición del uso del suelo que ignora la configuración del uso del suelo y la intensidad del uso del suelo (Lautenbach et al., 2015; Mitchell et al., 2015; Verhagen et al., 2016). Más específicamente, los servicios de regulación han sido los más comúnmente mapeados, seguidos por los servicios de aprovisionamiento (Egoh et al., 2012; Lautenbach et al., 2015; Martinez-Harms y Balvanera, 2012; Seppelt et al., 2011). Para los sistemas marinos y costeros, entre un total de 27 estudios disponibles de una búsqueda exhaustiva de la Web of Science sobre mapeo de ES y estudios de modelado de ES, casi la mitad (52%) se centró en servicios de Regulación y Mantenimiento, de los cuales el 22% se concentró en costas protección (protección contra viento e inundaciones) y 33% en secuestro y almacenamiento de carbono. Un tercio adicional de los estudios (33%) se centró en servicios de

aprovisionamiento, particularmente en la producción de alimentos (es decir, pescado). El resto de los estudios (19%) mapearon servicios culturales. Vinculado con esta práctica creciente de mapeo de aprovisionamiento de ES, varias revisiones recientes han resumido los métodos disponibles utilizados para mapear ES. A continuación, nos referimos a los "modelos" como representaciones cuantitativas de variables de ES que dependen de parámetros abióticos, bióticos y sociales. En general, los modelos estadísticos que cuantifican la oferta de ES en función de las relaciones con las variables biofísicas y sociales son frecuentes, mientras que los modelos de procesos basados ??en las relaciones causales siguen siendo poco frecuentes (Crossman et al., 2013; Egoh et al., 2012; Lautenbach et al., 2015; Martinez-Harms y Balvanera, 2012). Para los ecosistemas terrestres, los mapas estáticos del uso de la tierra y la cobertura de la tierra son el indicador más comúnmente utilizado para ES en Europa (Egoh et al., 2012) y el segundo más común a nivel mundial (Martinez-Harms y Balvanera, 2012). Esta aplicación generalizada de métodos con enlaces débiles a los procesos del ecosistema conduce a una severa incertidumbre en el suministro de ES mapeado desde escalas nacionales (Eigenbrod et al., 2010) a paisajes (Lavorel et al., 2011). Los enfoques más avanzados incorporan estimaciones de la biomasa aérea y, a veces, subterránea, junto con el tipo de vegetación y los parámetros del suelo para la estimación de las funciones del ecosistema de las que se derivan los servicios. Los datos de observación de especies, aunque son potencialmente útiles para la estimación de servicios culturales, se usan muy raramente. En contraste con estos modelos estadísticos, los modelos de proceso, con una descripción explícita de las relaciones causales entre las variables impulsoras y las funciones y propiedades del ecosistema que sustentan la provisión de ES, se han utilizado principalmente para mapear la regulación climática y el control de la erosión, así como el suministro de alimentos, combustible y fibra. Las evaluaciones de mapeo y modelado para ES marinos y costeros aún están en su infancia (Liquete et al., 2013). Teniendo en cuenta los 27 estudios disponibles de la Web of Science, el 31% de los modelos eran geoestadísticos, mientras que menos del 20% estaban basados ??en procesos. Más allá de las limitaciones de los métodos de mapeo específicos, la gran variedad de indicadores primarios utilizados actualmente para expresar un único ES es una gran fuente de incertidumbre para los mapas de ES que limita su utilidad para los gerentes y los tomadores de decisiones (Egoh et al., 2012). El nivel de comprensión del proceso, la metodología de modelado y las fuentes de datos son tres de las fuentes de incertidumbre críticas, pero poco conocidas o documentadas para los mapas de ES (Grêt-Regamey et al., 2014a; Hou et al., 2013; Kandziora et al., 2013). Una comparación sistemática de cuatro conjuntos de mapas de servicios del ecosistema a escala continental para cinco servicios del ecosistema (regulación climática, regulación de inundaciones, protección contra la erosión, polinización y recreación) mostró un desacuerdo considerable entre los patrones espaciales en toda Europa (Schulp et al., 2014a), atribuido a las diferencias en el objetivo de mapeo, definiciones de indicadores, datos de entrada y enfoques de mapeo. Los cuatro estudios originales abarcaron un enfoque de búsqueda de cobertura de la tierra (Burkhard et al., 2012), modelado de indicadores ambientales (Kienast et al., 2009) y dos enfoques híbridos que combinan indicadores ambientales, efectos del paisaje y modelado de procesos (Maes et al. ., 2012; Schulp et al., 2008; Stürck et al., 2014; Tucker et al., 2014; van Berkel y Verburg, 2011). Además de destacar la necesidad de que los creadores de mapas justifiquen claramente los indicadores utilizados, los métodos y las incertidumbres relacionadas, este estudio proporcionó apoyo adicional para la necesidad urgente de una mejor comprensión del proceso y adquisición de datos para el mapeo, modelado y validación de ES. El progreso en estos temas será

esencial para apoyar la adopción de evaluaciones espaciales de ES para S. Lavorel et al. / *Ecological Indicators* 74 (2017) 241–260 243 evaluaciones de servicios de ecosistemas nacionales, cuentas nacionales, planificación de tierras y políticas más amplias y decisiones de gestión de recursos naturales (Crossman et al., 2013; Egoh et al., 2012). Dado este contexto, el uso común de enfoques estadísticos relativamente simples contrasta con la creciente evidencia sobre el papel de la biodiversidad para el funcionamiento del ecosistema y los servicios del ecosistema (Cardinale et al., 2012), que se ha denominado falta de realismo biofísico (Seppelt et al., 2011). El suministro de servicios ecosistémicos está relacionado con la presencia, abundancia, diversidad y características funcionales de los organismos proveedores de servicios (también denominados proveedores de servicios ecosistémicos, ESP en adelante; Luck et al., 2009). Se han encontrado relaciones positivas entre la riqueza de especies y los servicios del ecosistema, como la producción de forraje y madera, la regulación de la calidad del agua a través de la retención de nutrientes del suelo, el secuestro de carbono o la regulación de las especies de plagas y malezas (Cardinale et al., 2012). Del mismo modo, se ha descubierto que la presencia de especies costeras y marinas clave mejora el secuestro de carbono, la protección costera, el suministro de alimentos o la calidad del agua a través de la retención de nutrientes y la captura de partículas (Fourqurean et al., 2012; McLeod et al., 2011; Ondiviela et al., 2014; van Zanten et al., 2014). Sin embargo, tales relaciones observadas entre la riqueza de especies y ES a menudo reflejan los rasgos funcionales de las especies y su diversidad dentro de las comunidades, en lugar de la riqueza de las especies per se (Díaz et al., 2007). Por último, la diversidad y la conectividad del paisaje terrestre / marino pueden influir fuertemente en la ES proporcionada por organismos móviles y vegetación (Fahrig et al., 2011; Mellbrand et al., 2011; Mitchell et al., 2015). Para proporcionar estimaciones más confiables de la capacidad de suministro de servicios por parte de los ecosistemas, dicha comprensión ecológica fundamental debe incorporarse mejor en los modelos ES (Bennett et al., 2015). Este documento tiene como objetivo abordar la brecha del realismo biofísico en el mapeo de servicios ecosistémicos mediante la síntesis de enfoques, modelos y herramientas disponibles, y fuentes de datos (con referencia especial a Europa) para mapear servicios ecosistémicos, y enfocándose en cómo el papel del servicio ecosistémico que proporciona biota puede ser mejor incorporado. Con base en una revisión de los estudios de mapeo publicados, los métodos de modelado y las métricas georreferenciadas asociadas se clasifican en cinco categorías de acuerdo con la forma en que se representa la contribución de los organismos proveedores de servicios ecosistémicos. Esta revisión destaca la diversidad de métodos individuales, que combinan cada vez más diferentes categorías de modelos. Terminamos discutiendo las incertidumbres y los caminos asociados para resolverlos. Nuestra revisión se centra en la evaluación de la capacidad del ecosistema para prestar servicios y no aborda los aspectos sociales y económicos de la demanda de servicios del ecosistema.

2. Métodos

Revisamos los enfoques de modelado biofísico de ES en la literatura que incorporan descripciones de los proveedores de servicios del ecosistema (ESP) y su contribución al suministro de ES. Dado nuestro objetivo de analizar los méritos y limitaciones de los modelos disponibles en lugar de producir un análisis cuantitativo del estado del arte, para los sistemas terrestres no intentamos reiterar las diversas revisiones sistemáticas que ya se han publicado (Lautenbach et al., 2015 ; Martínez-Harms y Balvanera, 2012; Seppelt et al., 2011), mientras que para los sistemas marinos se realizó un análisis sistemático de publicaciones. Como nuestro objetivo era evaluar cómo se incorporó el realismo biofísico en diferentes enfoques, elegimos clasificar los modelos y las métricas georreferenciadas asociadas de acuerdo con la forma en que se representan las relaciones

entre ESP y procesos biofísicos, usando la siguiente terminología: modelos proxy espaciales, modelos fenomenológicos, modelos basados ??en nichos, modelos basados ??en rasgos y modelos basados ??en procesos completos (Fig. 1). Brevemente, los modelos proxy espaciales se refieren a modelos simples basados ??en conocimiento experto o asociaciones estadísticas que relacionan indicadores abióticos y bióticos con la provisión de ES. Los modelos fenomenológicos se suman a estos al incorporar explícitamente los efectos de la configuración de la tierra / paisaje marino a través de procesos espaciales. Los modelos basados ??en nichos deducen la provisión de ES de la distribución geográfica de ESP, mientras que los modelos basados ??en rasgos representan relaciones estadísticas entre los procesos del ecosistema y los indicadores de la composición funcional de la comunidad ESP. Por último, nos referimos a los modelos basados ??en procesos completos como aquellos que incorporan representaciones explícitas de procesos geoquímicos, físicos y bióticos que sustentan el funcionamiento del ecosistema. Para cada categoría de modelos, describimos y ejemplificamos en base a estudios publicados (respaldados por descripciones de modelos estándar presentados en el Apéndice A) los principios y la mecánica de aplicación de estos modelos, con referencia específica a cómo se representan los ESP. Los principales componentes de la biodiversidad para la caracterización ESP y las fortalezas y debilidades de los diferentes tipos de modelos para la práctica se resumen en la Tabla 1. La Tabla 2 resume las principales fuentes de datos para cada tipo de modelo, con referencia específica a Europa para terrestres (Tabla 2a) y marinas (Tabla 2b) sistemas respectivamente. Por último, se discuten las fuentes de datos clave y las fortalezas y debilidades para la práctica.

3. Resultados

3.1. Modelos proxy

Definimos modelos proxy como modelos que relacionan los indicadores de ES con la cobertura terrestre o marina, las variables abióticas y posiblemente bióticas a través de relaciones empíricas calibradas o conocimiento experto. Es deseable, y en la práctica, más común que dichos modelos utilicen variables proxy seleccionadas que se basan en relaciones causales bien conocidas entre variables ambientales (Kienast et al., 2009; MartinezHarms y Balvanera, 2012). En los modelos proxy, el tipo de hábitat (o biotopo) o (más raramente) la composición de especies se consideran ESP. Los tipos de cobertura terrestre más comunes, que van desde tipos de vegetación gruesa (por ejemplo, de hoja perenne frente a bosque caducifolio) hasta tipos de hábitat detallados como los de la Directiva de hábitats de la Unión Europea, están asociados con los niveles de suministro de ES, con la posible incorporación de modificadores ambientales adicionales (Por ejemplo, altitud, tipo de suelo, clima ...). Del mismo modo, para los ecosistemas marinos se pueden usar diferentes tipos de hábitat dependiendo de la batimetría o sustrato para modelar ES asociados con la presencia o actividad de especies particulares. Un método simple y de uso frecuente consiste en combinar tablas de búsqueda que asignan valores de ES por cubierta terrestre con la modificación de variables categóricas que describen factores abióticos e integridad ecológica (Burkhard et al., 2012). Por ejemplo, en el valle austriaco de Stubai, Schirpke et al. (2013) combinaron mapas de tipos de vegetación con medidas de ES para mapear la cantidad y calidad del forraje pasado, presente o futuro, el secuestro de carbono, la estabilidad del suelo, la regulación de los peligros naturales y el valor estético. En los paisajes forestales tradicionales de Laponia, Vihervaara et al. (2010) ilustraron cómo se pueden combinar múltiples fuentes de datos biofísicos y sociales para cuantificar el suministro de servicios de regulación por diferentes biotopos. En los ecosistemas marinos, la batimetría, la distribución del hábitat, el tipo de sedimento, el régimen de olas y corrientes, el rango de marea y la temperatura del agua son los indicadores más utilizados. Lique y col. (2013) desarrollaron un modelo basado en proxy para evaluar la protección costera a nivel europeo basado

en 14 variables biofísicas y socioeconómicas que describen la capacidad de protección costera, la exposición costera y la demanda de protección. También se pueden aplicar modelos estadísticos desarrollados a partir de observaciones o análisis de conjuntos de datos regionales. Aquí se pueden usar modelos de regresión múltiple, modelos aditivos generalizados (Yee y Mitchell, 1991) o métodos más sofisticados para capturar la incertidumbre en las relaciones, como el modelo bayesiano (Grêt-Regamey et al., 2013). En general, la aplicación de modelos desarrollados a mayor escala en menor medida y mayor resolución genera incertidumbre. 244 S. Lavorel et al. / *Ecological Indicators* 74 (2017) 241–260 Fig. 1. Componentes de biodiversidad incorporados en diferentes categorías de modelos de suministro de servicios ecosistémicos. porque no capturan las relaciones dependientes del contexto (Purtauf et al., 2005) y los efectos de variables relevantes de grano más fino, como los suelos. Los modelos específicos del sitio pueden desarrollarse en base a la recopilación de datos de campo (como alentaron Martínez-Harms y Balvanera, 2012 –ver Lavorel et al., 2011) y en datos de teledetección (Tabla 2, Fig. 2). Por otro lado, la validez de la ampliación de los modelos específicos del sitio a escalas espaciales más grandes depende de si los sitios representan las condiciones promedio en la escala más grande. Además ha sido demostrado por Grêt-Regamey et al. (2014b) que la información espacialmente explícita sobre ES aislada, no agrupada, tiende a perderse en una resolución gruesa, principalmente en terrenos menos accidentados, lo que requiere evaluaciones de resolución más fina en tales contextos. En el caso marino, los modelos proxy generalmente se han utilizado para mapear la distribución de la vegetación costera, como la cobertura de manglares, que luego se ha utilizado para estimar la captura y el almacenamiento de carbono. Por el contrario, los modelos proxy han tenido una aplicación limitada para la evaluación de los ES marinos "submarinos", y sostenemos que esto refleja principalmente las limitaciones de la teledetección para determinar correctamente la cobertura del hábitat submarino.

3.1.1. Fortalezas y debilidades para la práctica

Se han recomendado modelos proxy sofisticados para la evaluación nacional de los servicios del ecosistema (Maes et al., 2014). Ayudan a pasar de un enfoque puro de 'transferencia de beneficios' basado en la cobertura del suelo (Eigenbrod et al., 2010; MAES Tier 1), a evaluaciones más precisas (MAES Tier 2) utilizando métodos clásicos de SIG accesibles para todos (Kienast et al., 2009). Además, se pueden combinar fácilmente con variables socioeconómicas para proporcionar al menos evaluaciones de beneficios de primer nivel (Burkhard et al., 2012; Grêt-Regamey et al., 2008; Vihervaara et al., 2010) y permitir una coherencia mapeo de diferentes servicios del ecosistema, que es esencial para evitar artefactos de datos cuando se estudian las compensaciones. Sin embargo, las aplicaciones modelo están limitadas por la disponibilidad de diferentes capas de datos dependiendo de las escalas y regiones. Por ejemplo, si bien los científicos y los profesionales entienden bien los efectos de los parámetros del suelo en los servicios de regulación (por ejemplo, el secuestro de carbono, el control de la erosión), los mapas del suelo a menudo no están disponibles con una resolución adecuada.

3.2. Modelos fenomenológicos

Los modelos fenomenológicos se basan en relaciones cualitativas o semicuantitativas entre el suministro de ESP y ES, en base a una comprensión de los mecanismos biológicos que sustentan el suministro de ES. A diferencia de los modelos proxy simples, al menos parte de los parámetros y las relaciones se transfieren desde estudios en profundidad basados ??en procesos o metaanálisis de observaciones. Asumen, pero no representan explícitamente, una relación mecanicista entre elementos del paisaje, considerados como unidades ESP, y el aprovisionamiento de ES. Esto a menudo implica considerar la configuración del paisaje explícitamente, al contrario de los modelos proxy de cobertura de tierra simples. Esta relación podría estar

representada por una relación funcional entre los atributos del paisaje y los servicios, o también podría incorporar una configuración espacial. Por ejemplo, el suministro de ES de un parche forestal puede depender de la cobertura del suelo, el tamaño del parche y atributos adicionales como la calidad del suelo o la topografía. Sin embargo, los indicadores cuantitativos de biodiversidad no se usan comúnmente en este tipo de modelos que a menudo están dominados por la influencia de la cobertura / uso de la tierra, aunque podrían usarse indicadores de biodiversidad, p. incorporando una relación estadística entre la riqueza de especies de plantas o aves y el valor recreativo de una ubicación. Por lo general, estos enfoques se utilizan desde la escala regional a la escala global, ya que las relaciones asumidas ignoran con mayor frecuencia los detalles a menor escala y se centran en los patrones que surgen en escalas más gruesas. Se han aplicado enfoques fenomenológicos para los servicios ecosistémicos proporcionados por organismos móviles y servicios ecosistémicos relacionados con los flujos laterales para los cuales es esencial considerar la configuración espacial (Mitchell et al., 2015; Verhagen et al., 2016). Como un ejemplo simple de ESP móvil, en el valle suizo de Davos, el servicio cultural de hábitat para las especies de aves protegidas Capercaillie se modeló combinando criterios de idoneidad del hábitat relacionados con la calidad y el patrón espacial con la distribución de vegetación modelada por GIS (Grêt-Regamey et al., 2008). Los enfoques fenomenológicos que incorporan la configuración del paisaje se usan comúnmente para modelar la polinización a través de la interacción entre hábitats adecuados para los polinizadores silvestres y la demanda de cultivos polinizados por insectos (Grêt-Regamey et al., 2014a; Lautenbach et al., 2011; Maes et al., 2011; Schulp et al., 2014b). Basado en un metanálisis de Ricketts et al. (2008) estos modelos representan la polinización realizada como una función de desintegración basada en la distancia entre el hábitat del polinizador y los campos con cultivos dependientes de la polinización. El modelo de polinización InvEST (Lonsdorf et al., 2009) incluye la ubicación de los cultivos a ser polinizados y la calidad del hábitat para diferentes especies o gremios de polinizadores, así como la disponibilidad de recursos florales. Las versiones más sofisticadas también limitan el número de células que pueden ser polinizadas por la fuente de polinizadores (Lautenbach et al., 2011), y Grêt-Regamey et al. (2014a) utilizaron umbrales de imitación basados en la conectividad para modular la calidad del hábitat. La evaluación de la regulación y recreación de la calidad del agua por Lautenbach et al. (2011), y la ecuación universal de pérdida de suelo (USLE) y enfoques relacionados (Wischmeier y Smith, 1978) para la cuantificación del control de la erosión (Schirpke et al., 2013) representan a S. Lavorel et al. / Indicadores ecológicos 74 (2017) 241-260 Tabla 1 Fortalezas y debilidades de los diferentes tipos de modelos para la práctica. Los niveles de Maes se refieren a niveles de complejidad del modelo (Grêt-Regamey et al., 2015). Los criterios se clasificaron según la opinión de expertos y la síntesis de los estudios publicados. Tipo de modelo Nivel MAES Ecosistema Representación del proveedor de servicios Escalas Necesidades de habilidades Necesidades de datos Validación Transferibilidad en espacio y tiempo Proxy 1 Cobertura del suelo / uso o tipo de vegetación Todas Herramientas bajas: aplicación SIG Baja-media Rara Gran incertidumbre si las condiciones locales o pasadas / futuras exceden las de desarrollo y validación del modelo Fenomenológico 2 Patrón y procesos del paisaje Principalmente Local-regional Herramientas bajas: aplicación de SIG Baja-media Rara Gran incertidumbre si las condiciones locales o pasadas / futuras exceden las de desarrollo y validación del modelo Distribuciones geográficas de 2-3 especies basadas en nicho Distribución regional - continental Medio Herramientas: Maxent (Elith et al., 2011), BIOMOD (Thuiller et al., 2009) Medio Restringido por la disponibilidad de distribución de especies

modelada o de datos de distribución de especies. Bien desarrollado
 Diseñado para proyecciones de escenarios Limitaciones actuales: falta de
 interacciones entre especies, procesos demográficos y evolutivos Basado
 en rasgos 3 Efectos de rasgos en el funcionamiento del ecosistema, y
 ??posiblemente distribuciones de rasgos espaciales Locales - regionales
 Extensión a escala continental a través de sensores remotos Media-alta
 Falta de disponibilidad (o validados) modelos. Paquetes estandarizados
 para el cálculo de índices basados ??en rasgos (Casanoves et al., 2011;
 Laliberté y Shipley, 2011). Medio-alto Restringido por la disponibilidad
 de datos de rasgos y capas ambientales (por ejemplo, suelos) Fácil pero
 requiere recolección de datos locales Bien adaptado para proyecciones de
 escenarios. Riesgo de exceder las condiciones / espacio de parámetros de
 desarrollo y validación del modelo Proceso completo - gran escala 3 Tipos
 funcionales de plantas También posiblemente: especies individuales,
 rasgos Regionales - continentales - globales Altas herramientas: modelos
 de computadora complejos Altos Datos climáticos a largo plazo,
 información sobre el uso de la tierra / cambio de cobertura y entrada de
 N Bien desarrollado utilizando bases de datos espaciales derivadas de
 observaciones de teledetección o de muestreo Diseñado para proyecciones
 de escenarios Riesgo de exceder condiciones / espacio de parámetros de
 desarrollo y validación del modelo Proceso completo - escala de paisaje
 local 3 Tipos funcionales de plantas para especies individuales Local -
 paisaje - regional Altas herramientas: modelos informáticos complejos
 Alto Datos climáticos a largo plazo, información sobre el uso de la
 tierra / cambio de cobertura y entrada de N Bien desarrollado utilizando
 bases de datos espaciales derivadas de observaciones de teledetección o
 de muestreo Dependiendo de la disponibilidad de datos ejemplos de
 enfoques fenomenológicos comúnmente utilizados para ES dependiendo de los
 flujos laterales. En el medio marino, rara vez se han utilizado modelos
 fenomenológicos, sin embargo Townsend et al. (2014) desarrollaron un
 método mediante el cual los servicios se definieron a partir de una serie
 de principios basados ??en el funcionamiento del ecosistema y vinculados
 a parámetros biofísicos marinos para desarrollar mapas ES para un área en
 Nueva Zelanda (Fig. 3). Otros estudios han utilizado modelos
 fenomenológicos para vincular la cobertura de hábitats clave y su nivel
 de conectividad con la producción pesquera (Yee et al., 2014). 3.2.1.
 Fortalezas y debilidades para la práctica Los enfoques fenomenológicos
 dependen de la validez de las relaciones cualitativas o semicuantitativas
 subyacentes al modelo. Por lo general, los parámetros requeridos se
 transfieren desde otros sitios de estudio u se obtienen mediante
 metanálisis. Los resultados deben 246 S. Lavorel et al. / Indicadores
 ecológicos 74 (2017) 241-260 Tabla 2 (a) Fuentes de datos para la
 parametrización de diferentes tipos de métodos de mapeo de servicios
 ecosistémicos, con referencia específica a Europa. (a) Ecosistemas
 terrestres. Tipo de modelo Fuentes de datos primarios para Europa Datos
 de teledetección Proxy Mapas de cobertura del suelo Bases de datos de
 vegetación (Chytrý et al., 2011). European Vegetation Archive (EVA)
 Índice global de bases de datos de parcelas de vegetación
 (<http://www.givd.info>) (Dengler et al., 2011) Falta potencial de capas de
 datos (por ejemplo, suelos) Mapeo de variables temáticas como Uso de la
 tierra / Tierra Cubierta, vegetación, bosque, humedal, agua, área
 quemada, etc. Escala regional (para mapear unidades de paisaje), datos de
 resolución espacial media como MODIS multitemporal, datos de vegetación
 puntual o MeteoSat para seguir la dinámica de la vegetación. Escala local
 (para mapear variables temáticas precisas): alta resolución espacial
 Landsat8 o Sentinel-2 (para datos RS pasivos), RadarSat o TerraSar
 (para datos RS activos). (Ayanu et al., 2012 Burkhard et al., 2012;
 Kuenzer et al., 2014 Pettorelli et al., 2014) Mapas fenomenológicos o
 representación de elementos del paisaje (van der Zanden et al., 2013)
 Información topográfica, incluidos los modelos digitales de elevación :

redes de carreteras, redes fluviales (Lehner y Döll, 2004), costas (USGS HYDRO1K, 2015) Datos biofísicos que incluyen datos del suelo (base de datos europea de suelos, véase Panagos et al., 2012) En cuanto a modelos proxy Datos de ocurrencia basados ??en nichos para todos los europeos especies de vertebrados terrestres: 187 mamíferos (Mitchell-Jones et al., 1999), 445 aves reproductoras (Hagemer et al., 1997) y 149 anfibios y reptiles (Gasc, 2004). Datos refinados para 275 mamíferos, 429 aves y 102 anfibios en el Paleártico a una resolución de 300 m mediante la incorporación de 46 clases de uso / cobertura del suelo GlobCover (Maiorano et al., 2013). Agrupación a las 10 por (Zupan et al., 2014). Amplios datos de distribución disponibles para 1280 plantas superiores; Atlas Flora Europae digitalizado. Árboles: datos exhaustivos a una resolución de 1 km² ([http://www.efi.int/portal/virtual library / information services / mapping services / tree species maps for European europe /](http://www.efi.int/portal/virtual_library/information_services/mapping_services/tree_species_maps_for_European_europe/)). Datos de distribución de especies más completos disponibles para cada país y para regiones específicas dentro de un mismo país. La disponibilidad de filogenias está aumentando actualmente, especialmente en Europa. Megafilogenias para plantas superiores, mamíferos y aves para Europa (Thuiller et al., 2011), con otros complementos para el Paleártico y los anfibios por (Zupan et al., 2014). Datos de rasgos para la diversidad funcional: ver modelos basados ??en rasgos Variables de textura como tamaño y forma del objeto, compacidad, homogeneidad / heterogeneidad, relaciones de vecindad, fragmentación, conectividad, relevantes para la especificación del tipo de planta y caracterización de hábitats. Escala global, Meteosat o SpotVegetation.

+
+
+
+
+

parte 2

Escala regional, datos de resolución espacial multimedia como MODIS multitemporal; Puede caracterizar la dinámica de la vegetación. (Ayanu et al., 2012; Burkhard et al., 2012; Kuenzer et al., 2014; Pettorelli et al., 2014) Datos de composición de la comunidad basados ??en rasgos: medidos localmente o de bases de datos de vegetación como para modelos basados ??en proxy. Actualmente no hay bases de datos de composición de la comunidad pública para animales Mediciones a nivel de sitio siguiendo métodos estándar (Cornelissen et al., 2003). Bases de datos de rasgos de plantas comunales, p. PRUEBA (Kattge et al., 2011). Rasgos más fácilmente medibles como el tamaño de la planta (por ejemplo, altura vegetativa), tamaño de la hoja, estructural (por ejemplo, área específica de la hoja, contenido de materia seca de la hoja) o concentraciones químicas (por ejemplo, C, N, P), densidad de madera o tamaño de semilla disponible para muchas especies globalmente Rasgos que requieren mediciones que requieren más tiempo, costosos o que requieren una mayor exigencia técnica, y especialmente los rasgos de raíz mal disponibles. Bases de datos de rasgos para aves (Pearman et al., 2014), mamíferos (PanTHERIA (Jones et al., 2009)), anfibios (<http://amphibiaweb.org/>), peces (FishBase (Froese y Pauly, 2016)), fitoplancton (Litchman y Klausmeier, 2008), invertebrados de loto (Nicole et al., 2006), invertebrados del suelo (p. ej. (Salmon et al., 2014) para Collembola). Altura de planta / dosel utilizando escaneo láser (LiDAR). Fenología de la hoja: datos satelitales multitemporales o cámaras de timelaps (clase por resolución espacial de grueso a fino): series de tiempo AVHRR NDVI, MODIS, Sentinel-2, RadarSat-2, Pleiades; o fotos aéreas / datos hiperespectrales utilizando sensores aéreos. Uso de modelos de transferencia radiativa (RTM), masa foliar por área (para la estimación de SLA del área foliar específica), contenido de agua foliar utilizando longitudes de onda RTM y / o SWIR de datos RS (para contenido de materia seca de la hoja), contenido de

clorofila (para estimación de concentración de nitrógeno en la hoja))
Métodos operativos a escala individual / población / comunidad /
ecosistema dependiendo de la fuente de datos RS. (Homolová et al., 2013;
Kuenzer et al., 2014) Proceso completo: forzamiento climático a gran
escala a partir de observaciones (por ejemplo, Mitchell y Jones, 2005;
Rudolf et al., 2010; Weedon et al., 2011) o desde una suite de modelos
climáticos (por ejemplo, CMIP5, Taylor et al., 2012) Concentración
atmosférica de CO₂ a partir de observaciones del pasado y modelos para
los futuros PCR (por ejemplo, Keeling et al., 2009). Reconstrucciones
históricas de datos de uso del suelo y escenarios futuros (por ejemplo,
Fader et al., 2010, 2015, Hurtt et al., 2011; Kaplan et al., 2012, Klein
Goldewijk et al., 2011, 2010; Ramankutty y Foley 1999) . Clases de
textura del suelo altamente generalizadas (por ejemplo, FAO / IIASA /
ISRIC / ISSCAS / JRC, 2012). Mapa de dirección de drenaje (por ejemplo,
Döll y Lehner, 2002) para modelos que aplican un esquema de rutina
fluvial que permite estudiar los servicios del ecosistema relacionados
con los flujos de agua Deposición global de N (por ejemplo, Lamarque et
al., 2010, 2011) y fertilización con N de las tierras de cultivo (por
ejemplo, por Zaehle et al., 2011) para modelos que representan
interacciones CN Mapas de densidad de población (Klein Goldewijk, 2005;
Klein Goldewijk et al. 2010) cuando esto es requerido por el modelado de
perturbaciones de incendios Bases de datos de rasgos de plantas comunales
para la parametrización PFT, p. Ej. PRUEBA (Kattge et al., 2011). 1) Los
datos RS proporcionan entradas del modelo, 2) los datos RS para calibrar
los parámetros del modelo, 3) los datos RS para la evaluación de la
salida de los modelos. Los modelos que se ejecutan para estudios de
escenarios obviamente deben ser modelos de pronóstico que no estén
alimentados por datos de RS. Los indicadores terrestres frecuentes que se
derivan de los datos de RS son, p. Uso de la tierra / cobertura de la
tierra, topografía, fenología, producción primaria bruta,
evapotranspiración, pero vea las revisiones en Turner et al. (2004),
Andrew y col. (2014) A escala global, los instrumentos satelitales de uso
frecuente son Landsat, Meteosat, Spot-Vegetation, NOAA-AVHRR, ATSR, MISR,
SeaWiFS (por ejemplo, Ayanu et al., 2012, Kelley et al., 2013, Randerson
et al., 2009) Los datos de uso de la tierra derivados de la
Teledetección (por ejemplo, Hansen et al., 2013 para la extensión,
pérdida y ganancia del bosque de 2000 a 2012) son insumos típicos del
modelo. Los modelos de proceso pueden usar la fracción estacional de la
radiación fotosintéticamente activa absorbida (fPAR) como entrada (Potter
et al., 1993), pero también son herramientas útiles para la validación de
modelos de proceso completos que simulan el fPAR basado en el modelado de
procesos biofísicos (Bondeau et al., 2007; Lindeskog et al., 2013). S.
Lavorel y col. / Indicadores ecológicos 74 (2017) 241-260 247 Tabla 2
(Continuación) Tipo de modelo Fuentes de datos primarios para Europa
Datos de teledetección Proceso completo: escala de paisaje local Datos de
entrada (históricos y escenarios) como para modelos basados ??en procesos
a gran escala con la posibilidad adicional de datos a escala de paisaje
local Obligación climática a partir de observaciones (por ejemplo,
UKCP09) Uso de la tierra / datos de gestión de la tierra: Fuchs et al.,
2013, CORINE land cover (EEA, 2012), Salmon-Monviola et al., 2012 Mapas
detallados de DEM y calidad del suelo (Krysanova et al., 2005) Se puede
hacer la misma distinción que antes entre los datos de detección remota
para los datos de entrada del modelo o para la calibración / validación
del modelo. Para el mapeo de vegetación (como variables temáticas) a
escala local o muy local, utilice datos satelitales RS a una resolución
espacial de 1 a 5 m (Worldview, Pleiades, Spot 6-7, Rapid-Eye, Quickbird,
...). Para la caracterización de la vegetación y el suelo (diversidad de
plantas, heterogeneidad, aspereza del suelo, compactación, etc.), utilice
datos RS en el aire como fotos aéreas NIR, datos hiperespectrales o LiDAR
de forma de onda completa. (Feng et al., 2010) (b) Fuentes de datos para

la parametrización de diferentes tipos de métodos de mapeo de servicios de ecosistemas, con referencia específica a Europa. (B) Ecosistemas marinos. Tipo de modelo Fuentes de datos primarios para Europa Datos de teledetección Proxy - Datos sobre batimetría, topografía, pendiente, geomorfología, hábitats submarinos, hábitats emergentes, régimen de olas, rango de marea, nivel relativo del mar, marejada ciclónica, densidad de población, infraestructuras, superficie artificial, principal sitios culturales (Liquete et al., 2013) - Datos sobre la flota pesquera y la distribución de los caladeros, el valor de los desembarques, la información sobre la tasa de cosecha, el precio de los productos cosechados (Guerry et al., 2012) - Datos sobre el C almacenado, la tasa de acumulación de C en sedimentos, valoración de mercado y no mercado de C (Guerry et al., 2012) Imágenes de LandSat de US Geological Survey Landsat (Shapiro et al., 2015) Coinne Land Cover de la UE (Liquete et al., 2013) Mapas de hábitat modelados del fondo marino (Liquete et al., 2013) ALOS AVNIR-2 (Radiómetro avanzado de satélite de observación de tierra avanzado y de infrarrojo cercano tipo 2) (Wicaksono et al., 2016) Fenomenológico: gráficos de sedimentos y batimetría, datos de contaminantes de fuentes puntuales, salidas de modelos de mareas, fondo marino escuchar el estrés y la información de expertos (Townsend et al., 2014) Basado en nichos - Datos de WorldClim Bioclim (Jardine y Siikamaeki, 2014) - Desembarques pesqueros, datos de esfuerzo, coberturas SIG de hábitat, tasas de supervivencia para tipos de hábitat, salinidad (Jordan et al., 2012) Basado en rasgos: crecimiento de parches de pastos marinos, supervivencia de parches en proyectos de plantación de pastos marinos, estimaciones de secuestro de CO₂ de pastos marinos por unidad de área (Duarte et al., 2013) Proceso completo - gran escala - Cubierta del hábitat submarino (Yee et al., 2014) Proceso completo - escala de paisaje local - Uso del modelo biogeoquímico; Carbono Orgánico Disuelto; Carbono Orgánico Particulado; nutrientes carbonatos; zooplancton; microzooplancton; fitoplancton (Canu et al., 2015) 248 S. Lavorel et al. / Ecological Indicators 74 (2017) 241-260 Fig. 2. Modelado espacial basado en proxy de la producción de cultivos promedio de cinco años (equivalente de energía MG / ha) (2008-2012) para el área urbana de Grenoble (Francia). Método esquemático que identifica la sucesión de cultivos durante 5 años a escala de parcela utilizando datos MODIS para determinar cultivos de invierno / primavera basados ??en la fenología de la biomasa fotosintéticamente activa. Adaptado de Lasseur et al. en revisión. por lo tanto, debe interpretarse como indicadores de la dirección o la variación espacial de un efecto o de la importancia relativa de un efecto (por ejemplo, al comparar diferentes escenarios de uso de la tierra o datos históricos de uso de la tierra) en lugar de valores absolutos. La fuerza del enfoque incorpora S. Lavorel et al. / Indicadores ecológicos 74 (2017) 241-260 249 Fig. 3. Desarrollo del modelo fenomenológico para el mapeo de los servicios del ecosistema marino basado en principios ecológicos marinos. Adaptado de Townsend et al., 2014. analiza los efectos de configuración del uso de la tierra y solo requiere datos limitados. Por lo tanto, se puede utilizar para obtener las primeras estimaciones a escalas en las que la disponibilidad de datos es limitada, como la escala regional, o para la evaluación de condiciones pasadas para las cuales no se dispondrá de los datos requeridos para enfoques más sofisticados. 3.3. Modelos basados ??en nichos Los definimos como modelos basados ??en nichos de modelos ES que evalúan la oferta de ES en función de la presencia (o abundancia) de ESP (a menudo especies) según su distribución geográfica (Fig. 4). El ES se puede modelar agregando mapas de distribución para diferentes ESP si hay más de una especie contribuyente, considerando así, por ejemplo, el número de especies ESP como proxy del suministro de ES. Una limitación frecuente de este enfoque es la falta de mapas de distribución continua de ocurrencia ESP. Para superar esto, se puede usar el Modelo de

Distribución de Especies (SDM) (Elith y Leathwick, 2009; Guisan y Thuiller, 2005) para producir relaciones estadísticas que predicen la probabilidad de ocurrencia de una especie dada (o grupo de especies) sobre áreas geográficas dependiendo en parámetros como el clima, el uso del suelo o la tierra, y generar mapas de distribución continua de estos taxones. También hay modelos mecanicistas más sofisticados, que (similar a los modelos de proceso completo, ver más abajo) modelan distribuciones de especies basadas en mecanismos fisiológicos (por ejemplo, umbrales de tolerancia a la temperatura, respuestas de temperatura), fenología (el momento de eventos específicos del ciclo de vida, como la explosión de brotes) o floración en plantas) o comportamiento animal. La contribución de p. diferentes especies o grupos funcionales para el ES de interés se evalúan en función de rasgos específicos (por ejemplo, gremios tróficos) o conocimiento experto. Los modelos basados ??en nichos pueden aplicarse en particular a servicios culturales proporcionados por especies bien identificadas (por ejemplo, especies protegidas, especies de valor estético particular) o a servicios de aprovisionamiento por especies particulares como en el caso de alimentos silvestres (Schulp et al., 2014c En las regiones mediterráneas, los servicios de aprovisionamiento como la producción de madera, leña o corcho pueden estar relacionados con la presencia de especies particulares (por ejemplo, *Fagus sylvatica* o *Quercus ilex*, o *Quercus suber* respectivamente) y con la riqueza de especies forestales (Vilà et al., 2007; von Essen, 2015), mientras que *Quercus suber* y *Pinus halepensis* apoyan los valores espirituales y estéticos, y *Quercus suber* promueve la regulación de los riesgos de incendio, pero *Pinus halepensis* la afecta negativamente (Lloret et al., 2003). El modelado basado en nichos se aplicó al modelo de biocontrol de plagas de vertebrados e invertebrados por vertebrados terrestres (aves, mamíferos, reptiles) en Europa, considerando la riqueza de especies de depredadores como un proxy del potencial de biocontrol (Civantos et al., 2012). A medida que los SDM permiten la proyección de la distribución de ESP bajo condiciones ambientales cambiantes, este enfoque mostró que en futuros escenarios de cambio climático el control de plagas se reduciría sustancialmente, especialmente en los países del sur de Europa, mientras que en gran parte del centro y norte de Europa el cambio climático probablemente beneficiaría a las plagas. -proveedores de control. En entornos costeros y marinos, los modelos basados ??en nichos se han utilizado principalmente para modelar la distribución de manglares y, por lo tanto, su capacidad de captura y almacenamiento de carbono (Hutchison et al., 2014; Sunny y Juha, 2014) y la producción pesquera, basada en modelos de distribución de especies (Jordan et al., 2012). En principio, cualquier método de agregación es posible, aunque hasta ahora la riqueza de especies para ESP (es decir, especies contribuyentes agregadas) se ha considerado como el proxy para ES sin aplicar ninguna ponderación a diferentes especies. Aunque en su infancia, los enfoques que consideran las relaciones entre la diversidad taxonómica, filogenética y funcional y sus vínculos con ES (Flynn et al., 2011) son buenos candidatos para expandir los existentes. Estos enfoques se basan en la premisa de que, dado que la diversidad funcional o la composición funcional tienden a estar mejor relacionadas con el suministro de ES que la riqueza o diversidad de especies (Cardinale et al., 2012), los modelos de distribución de especies basados ??en nichos podrían traducirse en diversidad funcional para generar proyecciones de ES. La incorporación de la diversidad filogenética, que puede calcularse fácilmente en función de los datos taxonómicos que otorgan la disponibilidad de datos filogenéticos (por ejemplo, Thuiller et al., 2011), agrega un medio adicional para abordar la diversidad funcional y, por lo tanto, cuantificar ES (Cadotte et al., 2009). 250 S. Lavorel y col. / Ecological Indicators 74 (2017) 241-260 Fig. 4. Modelos macroecológicos del potencial de suministro de servicios ecosistémicos. ESP: proveedor de

servicios del ecosistema; SDM: modelado de distribución de especies. Aquí, el mapa final utiliza la riqueza de los depredadores vertebrados de roedores como un indicador de la capacidad potencial para controlar roedores en Europa (de Civantos et al., 2012).

3.3.1 Fortalezas y debilidades para la práctica

En general, el modelado basado en nichos de distribución de especies es un enfoque bien desarrollado con herramientas gratuitas y accesibles, adecuado para proyecciones de escenarios futuros (por ejemplo, BIOMOD: Thuiller et al., 2009; Maxent: Elith et al., 2011). Los datos de distribución de especies son a menudo el cuello de botella crítico para los enfoques basados en nichos. Las limitaciones de SDM y las fortalezas y debilidades de los diferentes métodos de modelado de distribución se han discutido ampliamente (por ejemplo, Bellard et al., 2012; Elith y Leathwick, 2009), y se han propuesto mejoras (Zurell et al., 2016). Además de las limitaciones intrínsecas del enfoque, como ignorar la dinámica de la población, las interacciones entre especies o las posibles respuestas adaptativas, la principal vía de mejora hacia la aplicación al modelado de ES se refiere a la comprensión y la especificación cuantitativa de las relaciones entre el suministro de ESP y ES. Esta brecha requiere una mayor comprensión ecológica (Cardinale et al., 2012; Nagendra et al., 2013), y una investigación sobre la demanda de ES en términos de identidades y pesos relativos de las especies contribuyentes.

3.4. Modelos basados en rasgos

Cada vez hay más pruebas de la relevancia de los rasgos de organismos como proveedores de SE (De Bello et al., 2010; Lavorel, 2013; Luck et al., 2009). Los modelos basados en rasgos cuantifican el suministro de ES en función de las relaciones estadísticas y cuantitativas entre una propiedad del ecosistema que sustenta el suministro de ES y las métricas basadas en los rasgos, así como, si hay efectos adicionales significativos de parámetros abióticos como las variables climáticas o del suelo (Gardarin et al., 2014; Lavorel et al., 2011). (Lavorel et al., 2011) demostraron que los modelos basados en rasgos reducen la incertidumbre en la predicción de ES sobre el espacio en comparación con los modelos basados solo en el uso del suelo, o incluso el uso del suelo y las variables del suelo (Eigenbrod et al., 2010; Martinez-Harms y Balvanera, 2012). Dichos modelos se construyen con base en medidas empíricas del funcionamiento del ecosistema, que luego se relacionan con variables explicativas que incluyen: cobertura / uso de la tierra, métricas basadas en rasgos que cuantifican la diversidad funcional de ESP (Mouchet et al., 2010), variables del suelo y, para regiones a escala continental o paisajes topográficamente complejos variables climáticas / microclima. Los modelos pueden combinar métricas para varios rasgos individuales, p. altura de la planta y concentración de nitrógeno en la hoja para modelar la productividad de los pastizales (Lavorel et al., 2011); o utilice métricas de rasgos múltiples, como un índice compuesto de rasgos diferentes, p. el espectro de la economía foliar (Laliberté y Tylianakis, 2012; Lienin y Kleyer, 2012; Mokany et al., 2008) o la diversidad de rasgos multivariados (por ejemplo, Conti y Diaz, 2013; Mokany et al., 2008). Una revisión de las relaciones conocidas entre los indicadores del funcionamiento biogeoquímico del ecosistema para las plantas, relevantes para el modelado de ES como, por ejemplo, la producción de forraje o madera, la regulación del clima a través del secuestro de carbono o el mantenimiento de la calidad del agua, sugirió que, para los estudios disponibles hasta ahora, los valores medios comunitarios de rasgos individuales tendieron a capturar la mayor parte de la variación en estas propiedades del ecosistema (Lavorel, 2013). La extensión reciente a ES asociada con otra biota como la fauna y microorganismos del suelo (Mulder et al., 2013), insectos (Ibanez, 2012; Moretti et al., 2013), vertebrados terrestres (Luck et al., 2012), acuáticos invertebrados (Engelhardt, 2006) o peces marinos (Albouy et al., 2013) tienen grandes promesas. Los modelos multitróficos basados en rasgos cuantifican los servicios del

ecosistema como resultado de la interacción entre varios niveles tróficos, como la polinización, el control biótico de plagas y malezas o el mantenimiento de la fertilidad del suelo (Grigulis et al., 2013; Lavorel et al., 2013a). Estos modelos capturan no solo los efectos del cambio ambiental en ES a través de sus efectos en, p. rasgos de la planta, pero al integrar también los rasgos que sustentan las interacciones bióticas entre las plantas y otros organismos como los polinizadores (Pakeman y Stockan, 2013), los herbívoros (Ibáñez et al., 2013) o los microorganismos del suelo (de Vries et al., 2012 ; Legay et al., 2014) y sus efectos del suministro de ES (Grigulis et al., 2013; Moretti et al., 2013). En principio, y similar al nicho- S. Lavorel et al. / Ecological Indicators 74 (2017) 241-260 251 basados ??en modelos, una amplia gama de métodos de modelado son adecuados, aunque los métodos seleccionados deben permitir una extrapolación espacialmente extensa sobre el espacio para el que hay variables explicativas disponibles, y preferiblemente a lo largo del tiempo bajo escenarios. Como ejemplo, se desarrollaron modelos de suministro de ES de pastizales de montaña basados ??en rasgos de plantas (Lavorel et al., 2011), y complementados además por rasgos de microorganismos del suelo (Grigulis et al., 2013). En estos modelos que se centraron principalmente en los componentes del ciclo del carbono y los nutrientes, las propiedades del ecosistema se vincularon con la altura de la planta y los rasgos foliares fácilmente medibles, como el contenido de materia seca y la concentración de nitrógeno, con efectos adicionales de los parámetros del suelo. Tanto los rasgos como los parámetros del suelo se relacionaron con el manejo de los pastizales para producir mapas de ES (Fig. 5). Estos modelos también se aplicaron a los efectos del proyecto de escenarios climáticos y socioeconómicos combinados traducidos en proyecciones de manejo de pastizales y parametrizados a partir de observaciones y experimentos (Lamarque et al., 2014). La construcción inicial de modelos de ES basados ??en rasgos requiere conjuntos de datos de observación o experimentales que midan las propiedades del ecosistema que sustentan el suministro de ES junto con la composición comunitaria de ESP. La composición de la comunidad ESP puede entonces combinarse con datos de rasgos de nivel de sitio originales, o datos extraídos de bases de datos de rasgos, pero considerando las incertidumbres resultantes de la variabilidad de rasgos intraespecíficos (Kazakou et al., 2013; Violle et al., 2012). Las proyecciones de escenarios se pueden parametrizar combinando los valores proyectados para el uso de la tierra y los parámetros ambientales con nuevos valores de rasgos a nivel comunitario calculados en función de la rotación de la composición de especies, p. modelos de estado y transición (Quétier et al., 2007) y sobre la variabilidad intraespecífica medida a lo largo de gradientes ambientales (Albert et al., 2010) o mediante experimentos (Jung et al., 2014). El aumento de la disponibilidad de datos de rasgos a través de bases de datos comunitarias y teledetección ofrece grandes promesas para el desarrollo de modelos de ES basados ??en rasgos (Tabla 2a). Hay brechas geográficas definidas, pero la vegetación europea en general tiende a estar cada vez más cubierta, aunque los entornos más extremos, como el Mediterráneo o el alpino, donde la variabilidad intraespecífica dificulta el uso de datos medidos en regiones más templadas, aún requieren esfuerzos de recolección. 3.4.1. Fortalezas y debilidades para la práctica Aunque los modelos basados ??en rasgos de la oferta de ES están en su infancia, se basan en evidencia conceptual y empírica que aumenta rápidamente. Dichos modelos también proporcionan una base mecanicista para la comprensión de los paquetes biofísicos y las compensaciones en el suministro de ES (Lavorel y Grigulis, 2012; Mouillot et al., 2011). La existencia de las llamadas "superposiciones de efectos de respuesta" (Lavorel y Garnier, 2002; Suding et al., 2008) permite proyecciones de ES mecanicistas en escenarios futuros utilizando modelos relativamente simples (Lamarque et

al., 2014). Sin embargo, como con cualquier modelo estadístico, se debe tener el mayor cuidado al intentar aplicar dichos modelos más allá del espacio de parámetros para el que se derivaron. Hasta ahora, los modelos ES basados ??en rasgos rara vez se han validado en todos los sitios, aunque los análisis entre sitios han identificado modelos genéricos basados ??en rasgos de producción de forraje, digestibilidad del forraje y descomposición de la basura (Fortunel et al., 2009; Gardarin et al., 2014; Lavorel et al., 2013b), y el modelo de Gardarin et al. (2014) se aplicó para mapear la calidad del forraje a escala nacional (Violle et al., 2015). Por último, los modelos basados ??en rasgos serán cada vez más atractivos a medida que las bases de datos de rasgos estén más disponibles, aunque la falta de capas de datos del suelo en muchas regiones seguirá siendo problemática.

3.5. Modelos basados ??en procesos completos

Los modelos basados ??en procesos completos de los ecosistemas (terrestres) se basan en la representación explícita, usando formulaciones matemáticas, de procesos ecológicos, físicos y biogeoquímicos que determinan el funcionamiento de los ecosistemas. Los algoritmos predictivos simulan una gran variedad de variables, que luego pueden procesarse posteriormente para cuantificar ES. Los modelos basados ??en procesos se han aplicado más ampliamente para cuantificar i) la regulación climática (Bayer et al., 2015; Duarte et al., 2013; Metzger et al., 2008; Naidoo et al., 2008; Ooba et al., 2012 ; Watanabe y Ortega, 2014), ii) suministro de agua, calidad del agua, regulación de inundaciones y erosión (Gedney et al., 2006; Lautenbach et al., 2012a, 2013; Logsdon y Chaubey, 2013), iii) alimentos, forrajes, y provisión de bioenergía (Bateman et al., 2013; Beringer et al., 2011; Lindeskog et al., 2013; Müller et al., 2014), iii) regulación de peligros naturales (Elkin et al., 2013), pero también en el marco más amplio de caracterización del hábitat (Hickler et al., 2012; Huntingford et al., 2011). Aquí, discriminamos entre modelos basados ??en procesos a gran escala y locales a escala de paisaje. El Apéndice A enumera ejemplos usando Modelos de Vegetación Dinámica (DVM) (LPJ-GUESS y LPJmL: Bondeau et al., 2007; Sibyll et al., 2013; Sitch et al., 2003; Smith et al., 2001), Modelos del Sistema Terrestre (ESM) (JULES y ORCHIDEE: Cox, 2001; Krinner et al., 2005; Zaehle y Friend, 2010), modelos hidrológicos (SWAT y otros: Neitsch et al., 2005; Stürck et al., 2014), dinámica forestal modelos (por ejemplo, Elkin et al., 2013; Bugmann, 1996) y modelos para la restauración ecológica (por ejemplo, Chen y Twilley, 1998; Duarte et al., 2013). La figura 6 representa los pasos típicos de las evaluaciones de ES con modelos basados ??en procesos y posibles salidas de mapeo.

3.5.1. Modelos de proceso a gran escala

Se han utilizado varios modelos de proceso a gran escala para la cuantificación de ES. Los modelos dinámicos de vegetación (DVM) y los modelos del sistema terrestre (ESM) son modelos a gran escala que proporcionan representaciones funcionales de procesos de plantas y ecosistemas que son universales en lugar de específicos para un bioma o región (Prentice y Cowling, 2013). Los modelos hidrológicos representan procesos relacionados con el agua dentro de las cuencas hidrográficas (Gudmundsson et al., 2012). Los modelos globales suelen aplicar una resolución espacial de $0,5^\circ \times 0,5^\circ$, pero puede ejecutarse a una resolución más fina, o incluso a escala del ecosistema si los controladores necesarios están disponibles. En ese caso, el ajuste del modelo podría ser necesario (por ejemplo, recalibración, reformulación para explicar mejor los procesos importantes de la región). Las aplicaciones de estos modelos que incluyen una representación de características específicas regionales a menudo se diseñan para la aplicación a escala local o regional, como los modelos dinámicos forestales y los modelos de cultivos. Este tipo de modelos utiliza un conjunto de formulaciones de procesos para representar procesos biogeoquímicos y físicos clave en función de la concentración de CO₂ atmosférico, el clima, las características del suelo y, finalmente,

el uso de la tierra y el manejo o la deposición de nutrientes. La vegetación se representa como una mezcla de tipos funcionales de plantas (PFT) o especies que son distintas en términos de límites bioclimáticos y parámetros ecológicos (ver Lavorel et al., 2007; Woodward y Cramer, 1996), simulados o prescritos. Se pueden distinguir las clases de edad o tamaño, pero más típicamente las propiedades modeladas representan promedios de toda la población de celdas de la cuadrícula de un PFT dado (Prentice et al., 2007), posiblemente bajo un tipo de manejo dado. El perfil del suelo se describe utilizando hasta diez capas. Los modelos hidrológicos también consideran los almacenamientos de acuíferos poco profundos y profundos, y un módulo de enrutamiento de ríos simula la descarga a la red de ríos. Los procesos "rápidos" se modelan a diario o sub-diario e incluyen el intercambio de energía y gas, la fotosíntesis, la respiración y el intercambio de agua en el suelo de la planta. Los procesos con dinámicas estacionales como la fenología de las plantas, el crecimiento y la asignación de biomasa se implementan diariamente o mensualmente. La mortalidad, las perturbaciones, la gestión, se representan de forma anual o subanual, eventualmente estocásticamente. Al utilizar un pequeño número de PFT que representan un continuo de dimensiones reducidas de combinaciones de rasgos de plantas, los modelos basados ??en procesos generalmente subestiman la diversidad funcional de la biota a favor de un número manejable de clases. Sin embargo, el auge de las supercomputadoras permite ejecutar DVM con 252 S. Lavorel et al. / Ecological Indicators 74 (2017) 241-260 Fig. 5. Modelado basado en rasgos del potencial de suministro de servicios ecosistémicos para pastizales de montaña. Resumen esquemático de los pasos de modelado basados ??en los efectos en cascada del uso de la tierra y las variables ambientales, a los rasgos de plantas promedio de la comunidad y a ES, ilustrado aquí en el caso de la producción de forraje por pastizales de montaña (adaptado de (Lavorel et al., 2011) y (Lavorel y Grigulis, 2012)). N: nitrógeno, P: fósforo. Fig. 6. Flujo de trabajo típico de los modelos basados ??en procesos (a). Los servicios de aprovisionamiento y regulación seleccionados a menudo están directamente vinculados a variables de estado del ecosistema simuladas, mientras que los servicios culturales solo pueden derivarse de indicadores adecuados. Ejemplo de aplicación de un modelo basado en procesos para la cuantificación de una métrica ES que explica las implicaciones biogeoquímicas completas del secuestro de carbono mediante la estimación de la contribución del CO₂ al Valor de Gases de Efecto Invernadero (GHGV) (b) (Figura después de Bayer et al., 2015) . S. Lavorel y col. / Ecological Indicators 74 (2017) 241-260 253 rasgos individuales flexibles (Sakschewski et al., 2015), lo que permite dar cuenta de la diversidad funcional. 3.5.2. Modelos de proceso de escala local a paisaje En escalas locales a paisaje, se han utilizado modelos dinámicos forestales con una filosofía y estructura similares a las DVM para la evaluación de paquetes de servicios ecosistémicos, incluida la producción de madera, la regulación de riesgos naturales (avalanchas, desprendimientos de rocas), el secuestro de carbono, la conservación de diversidad forestal para una mayor resistencia a la sequía y hábitat para especies de aves protegidas (Elkin et al., 2013; Grêt-Regamey et al., 2008; Temperli et al., 2012). Como otro tipo de modelos de proceso completo con un gran potencial para el modelado de SE, los modelos de cuencas hidrográficas se han diseñado para simular flujos hidrológicos y, a menudo, la calidad del agua en el paisaje a escala regional. La infiltración del suelo, los flujos superficiales y subterráneos, así como la evapotranspiración y el deshielo son los principales procesos hidrológicos. Para modelar la calidad del agua, es necesario representar el transporte y el recambio de nutrientes y otros productos químicos, así como los procesos de erosión del suelo, junto con las prácticas agrícolas. Dada la importancia de la vegetación para el ciclo del agua, un modelo de crecimiento de la vegetación es parte de

todos los modelos de cuencas hidrográficas. Se consideran específicamente las diferencias entre las diferentes plantas (o tipos funcionales de plantas) para el uso del agua y el uso de nutrientes para los cultivos. Como ejemplo, Stürck et al. (2014) cuantificó el suministro de control de inundaciones ejecutando un modelo hidrológico para una serie de tipos de captación representativos para cuantificar el efecto regulador de los diferentes tipos de uso de la tierra en diferentes posiciones en las cuencas. Los resultados se extrapolaron en un mapa europeo que contabiliza el tipo de cuenca, la ubicación en la cuenca, el uso del suelo y las condiciones del suelo. La herramienta de evaluación del agua del suelo (SWAT) (Neitsch et al., 2005) es un ejemplo de un modelo avanzado de cuenca hidrográfica aplicado a los servicios de purificación de agua del mapa de paisajes agrícolas (Lautenbach et al., 2012a), para evaluar el suministro de agua dulce, el suministro de combustible, regulación de la erosión y de las inundaciones (Logsdon y Chaubey, 2013) y para describir las compensaciones entre el aprovisionamiento de alimentos y forrajes, el aprovisionamiento de biocombustibles, la regulación de la calidad del agua y la regulación de descargas (Lautenbach et al., 2013) dependiendo de las rotaciones de cultivos y el manejo de los cultivos. Para los ecosistemas marinos, el enfoque de modelado Ecopath with Ecosim (EwE) admite predicciones de cambios en los peces para evaluar los efectos del ecosistema de la pesca, explorar las opciones de políticas de gestión, analizar los impactos y la ubicación de las áreas marinas protegidas, predecir el movimiento y la acumulación de contaminantes y trazadores y el modelo Los efectos de los cambios ambientales. En el centro de EwE se encuentra Ecopath, una instantánea estática del balance de masas de las pesquerías basada en un conjunto de ecuaciones lineales que combinan la producción neta que refleja el balance de captura, depredación y otras fuentes de mortalidad, migración, acumulación de biomasa, con respiración y sin asimilar. food., Los módulos Ecosim y Ecospace luego se basan en este módulo básico de equilibrio de masa para simular dinámicas temporales respectivamente usando ecuaciones diferenciales y dinámicas espaciales usando distribución espacialmente explícita de tipos de hábitat y esfuerzo de pesca, junto con movimiento lateral. Alcamo y col. (2005) aplicaron EwE para modelar el consumo y la producción de peces para tres pesquerías marinas regionales importantes (Benguela del Norte, Pacífico Norte Central y Golfo de Tailandia) bajo los cuatro escenarios globales de Evaluación de Ecosistemas del Milenio, mostrando que para todos los escenarios la captura de peces (por peso) fue mantenido en Benguela del Norte, no mantenido en el Pacífico Norte Central, mientras que los resultados fueron sensibles al escenario en el Golfo de Tailandia. Otro modelo basado en procesos está disponible para la captura de carbono a largo plazo esperada de los programas de restauración de pastos marinos (Duarte et al., 2013) combinando modelos de crecimiento de parches, supervivencia de parches en proyectos de plantación de pastos marinos y estimaciones de secuestro de CO₂ de pastos marinos por unidad de área para las cinco especies de pastos marinos comúnmente utilizado en programas de restauración. Los resultados permiten estimar la densidad de plantación óptima para maximizar la captura. 3.5.3. Fortalezas y debilidades para la práctica Existe un conjunto sustancialmente superpuesto de principios fisiológicos y ecológicos que se utilizan en los modelos basados ??en procesos para representar la dinámica del ecosistema y los flujos de materia, proporcionando robustez y escalabilidad a estos modelos para la cuantificación de ES. Sin embargo, las predicciones de las variables de respuesta, p. La productividad primaria neta varía considerablemente entre los modelos individuales a gran escala (por ejemplo, Denman et al., 2007; Friedlingstein et al., 2006; Sitch et al., 2013). Esto se debe a la falta de un conjunto universal de puntos de referencia, p. para el modelado del ciclo del

carbono terrestre y la falta de consenso sobre varios aspectos de los procesos ecológicos (Prentice y Cowling, 2013).

+
+
+
+
+

parte 3

Por el contrario, los modelos de proceso a escala local y de paisaje pueden estar limitados por las necesidades detalladas de parametrización y calibración y por la disponibilidad de datos de validación específicos de cada caso. La mayoría de los modelos de procesos no han sido diseñados para modelar servicios de ecosistemas, sino para modelar las funciones de ecosistemas subyacentes de las cuales se deriva un servicio de ecosistemas directa o indirectamente. La gran fortaleza de este enfoque es que permite el análisis de escenarios y los experimentos si-entonces-si no se ha demostrado que el modelo captura el comportamiento esencial del sistema. Debido a que modelan los procesos y sus interacciones biológicas y físicas fundamentales, también parecen particularmente prometedores para explorar los mecanismos que sustentan las sinergias y las compensaciones entre ES (Viglizzo et al., 2016).

4. Discusión

Movilizar la comprensión científica para evaluar la distribución espacial de los servicios de los ecosistemas es un gran desafío para apoyar la evaluación ambiental, la planificación y los futuros sostenibles (Bennett et al., 2015; Maes et al., 2016). Debido a que los ES se encuentran en la interfaz entre los sistemas sociales y ambientales, este esfuerzo requiere una evaluación integrada de los factores sociales y ecológicos que determinan la producción de servicios ecosistémicos (Reyers et al., 2013; Villamagna et al., 2013). En esta revisión, nos hemos centrado únicamente en cómo la condición biofísica de los ecosistemas, según la influencia de factores bióticos, abióticos y de gestión, determina la oferta de ES, por lo tanto, no considera la demanda de ES, y cómo influye en los flujos y retroalimentaciones de ES a la condición biofísica. El mapeo de la demanda de ES es un objetivo aún más desafiante (Wolff et al., 2015) y, en última instancia, deberá combinarse en evaluaciones espaciales integradas de ES (por ejemplo, Schulp et al., 2014b, 2014c; Stürck et al., 2014). A continuación, analizamos las vías futuras para mejorar aún más el mapeo de la oferta de ES aumentando el realismo biofísico, pero esto deberá continuar junto con el progreso paralelo en la contabilización de la demanda de ES.

4.1. Avenidas futuras para aumentar el realismo biofísico en el mapeo de ES

Plant y Ryan (2013) identificaron la falta de una "caja de herramientas de ES" como una barrera para la adopción de ES por parte de los administradores de recursos naturales. Si bien este documento no intenta producir una caja de herramientas de este tipo, proporciona una base para guiar la elección del modelo por parte de científicos y profesionales. Aquí, identificamos dos dimensiones importantes que permiten la incorporación de un mayor realismo biofísico en los modelos que admiten el mapeo de ES y se pueden desarrollar en diferentes categorías de modelos, independientemente de su complejidad de referencia. Primero, aunque la información simple sobre la cobertura de la tierra se usa más comúnmente para mapear ES, los efectos de la configuración del uso de la tierra y la intensidad del uso de la tierra que pueden capturarse mediante modelos fenomenológicos se ignoran con demasiada frecuencia (Verhagen et al., 2016). La práctica reciente también muestra los beneficios de incorporar el uso explícito del suelo en lugar de la simple información de la cobertura del suelo para los modelos basados ??en proxy más simples hasta los modelos avanzados basados ??en procesos completos. Segundo, los enfoques que incorporan explícitamente el papel de los ES que proporcionan biota están surgiendo como métodos poderosos.

(2017) 241-260 para reducir la incertidumbre en el mapeo de ES. Esto incluye modelos que cuantifican los efectos de las especies individuales, la diversidad de especies, los rasgos funcionales y las funciones del ecosistema descritas en esta revisión, y para las cuales las herramientas y los datos están cada vez más disponibles. Nuestra revisión también ayuda a la selección de métodos apropiados de acuerdo con la escala espacial, dado que los efectos de escala hasta ahora no se han considerado adecuadamente en la investigación de ES (Grêt-Regamey et al., 2014b). La revisión de la práctica resalta (1) el efecto predominante de la escala en la selección del modelo para estudios de casos prácticos, (2) la perspectiva dentro de un solo estudio de caso para combinar diferentes tipos de modelos, de diversa complejidad y detalle en la representación de efectos bióticos, dependiendo de ES específicos de interés, habilidades y disponibilidad de datos / recursos. El último punto destaca que nuestras categorías de métodos no son necesariamente exclusivas y que puede haber más continuidad entre los enfoques. La hibridación es una vía fructífera para la mejora del modelo según el contexto, la escala, las habilidades y la disponibilidad de datos. Esto se ilustra mediante una serie de ejemplos publicados y desarrollos en curso que ayudan gradualmente a avanzar del Nivel 2 al Nivel 3 de MAES, incorporando gradualmente enfoques más mecanicistas (Grêt-Regamey et al., 2015), y especialmente una mayor integración de los efectos explícitos de la biodiversidad en el mapeo de la oferta de ES. Por ejemplo, Grêt-Regamey et al. (2008) demostraron cómo los modelos estadísticos, fenomenológicos y basados ??en procesos de diversos niveles de complejidad pueden combinarse con una plataforma SIG para evaluar los servicios de los ecosistemas a escala de paisaje. Stürck y col. (2014) utilizaron una hibridación entre un modelo hidrológico basado en procesos y un enfoque de búsqueda espacial indirecta para mapear la regulación de inundaciones en Europa mediante la determinación de la capacidad reguladora de diferentes combinaciones de uso de suelo y suelo dentro de una cuenca. Schirpke y col. (2013) combinaron el modelo fenomenológico USLE de erosión del suelo con un modelo estadístico semi-mecanicista de los efectos del rasgo de la raíz de las plantas sobre la retención del suelo para cuantificar los efectos del cambio en el uso del suelo sobre la estabilidad del suelo. Los modelos de proceso completo a gran escala también están evolucionando hacia la integración de enfoques basados ??en rasgos en lugar de utilizar un pequeño número de Tipos Funcionales de Planta fijos. Primero, los modelos de vegetación global pueden reformularse para incorporar rasgos de plantas y sus compensaciones como impulsores de la distribución de vegetación (Reu et al., 2011). En segundo lugar, los modelos recientes han comenzado a considerar la formulación directa basada en rasgos (Scheiter y Higgins, 2009; Zaehle y Friend, 2010) y / o la parametrización (Verheijen et al., 2013; Wulfschleger et al., 2014). Por último, para las escalas de paisaje a regional, los llamados DVM 'híbridos' allanan el camino hacia la integración de modelos basados ??en nichos con modelos de dispersión (Midgley et al., 2010) y con modelos de procesos basados ??en rasgos (Boulangeat et al., 2012), abriendo así nuevas perspectivas para el refinamiento del modelado basado en rasgos de la oferta de ES bajo escenarios de cambio climático (Boulangeat et al., 2014). Juntos, todos estos desarrollos recientes ilustran cómo la creciente comprensión fundamental sobre el papel de las diferentes facetas de la biodiversidad para el funcionamiento del ecosistema y los servicios del ecosistema (Cardinale et al., 2012) puede incorporarse en el modelado espacialmente explícito del suministro de servicios del ecosistema. La cuantificación y el mapeo de los servicios de los ecosistemas marinos se ha quedado rezagado con respecto a los esfuerzos por los ecosistemas terrestres, pero esto está en proceso de cambio (Liquete et al., 2013; Maes et al., 2012). Los datos y métodos para evaluar la provisión de servicios del

medio marino están muy por detrás de los disponibles para los ambientes terrestres (Barbier, 2012; Costanza, 1999). La brecha es mayor cuando se trata del mapeo de ES, las principales razones detrás de esto es la falta de información espacial de alta resolución para la distribución del hábitat y las especies y la comprensión incompleta de los procesos y funciones del ecosistema dentro de un entorno tridimensional altamente dinámico con límites fluidos (Maes et al., 2012). Sin embargo, los esfuerzos para mapear los hábitats marinos están aumentando. Para avanzar rápidamente hacia el mapeo biofísicamente realista, se deben resolver algunas grandes brechas de conocimiento fundamentales con respecto a los procesos del ecosistema. Primero, hay una falta de información en la que se producen los procesos y funciones del ecosistema y cómo se relacionan con la provisión de servicios. En segundo lugar, las relaciones entre la biodiversidad y las funciones de los ecosistemas en los ecosistemas marinos todavía son poco conocidas (Bergström et al., 2015; Moore et al., 2015). La búsqueda bibliográfica sobre modelos / mapeos marinos realizada como parte de esta revisión destacó un número considerable de estudios que se detuvieron en la evaluación o predicción de las distribuciones de ESP sin dar el siguiente paso para analizar sus implicaciones para la provisión de ES (por ejemplo, Albouy et al., 2013 ; Bergström et al., 2015; Moore et al., 2015). Aunque este no es un problema fácil, la experiencia de los ecosistemas terrestres en la integración de los procesos bióticos y los efectos de la biodiversidad en la cuantificación y mapeo de SE puede acelerar el progreso de los ecosistemas marinos y costeros.

4.2. Incertidumbre y validación de modelos espacialmente explícitos de suministro de ES

Mientras que la importancia de cuantificar las incertidumbres y la validación del modelo es un conocimiento aceptado en la comunidad de modelos ambientales y ecológicos (Bennett et al., 2012; Dormann et al., 2008; Jakeman et al., 2006; Laniak et al., 2013), estos han sido dos desafíos perdurables para la evaluación espacial explícita de ES (Crossman et al., 2013; Martinez-Harms y Balvanera, 2012; Seppelt et al., 2011). La incertidumbre puede separarse conceptualmente en incertidumbre sobre la estructura del modelo, incertidumbre de la parametrización del modelo, incertidumbre en los datos y, por último, pero no menos importante, la incertidumbre conceptual de la definición de un servicio del ecosistema y los procesos subyacentes. En realidad, todos estos componentes diferentes interactúan: la disponibilidad de datos, especialmente a escalas más grandes, impulsa en muchas situaciones la elección de proxys y la estructura del modelo para evaluar un ES (Andrew et al., 2015). El uso y la parametrización de un modelo están limitados por la disponibilidad de datos; esto a su vez puede conducir a una decisión subóptima sobre la estructura del modelo, lo que a su vez conduce a un aumento de la incertidumbre. Elegir modelos proxy muy simplificados para que coincidan mejor con la disponibilidad de datos puede llevar a ignorar los procesos más importantes que determinan el suministro de servicios del ecosistema, y ??especialmente los procesos bióticos. Para los servicios de los ecosistemas que dependen principalmente de la biota móvil, como el control de plagas o la polinización, la mayor comprensión del sistema sobre cómo los diferentes componentes de la biodiversidad afectan la provisión de ES de los servicios apoya el desarrollo de modelos más robustos adecuados para la extrapolación espacial y temporal (Kremen et al. al., 2007). Al mismo tiempo, el uso de los modelos de proceso más avanzados en ausencia de datos para parametrizarlos a la escala deseada no necesariamente conduce a una mayor precisión. Aún así, incorporar al menos una comprensión fenomenológica en los modelos de ES probablemente aumentaría la confiabilidad y solidez de las evaluaciones y mapas de ES. El uso de datos de teledetección para estimar los poderes del servicio del ecosistema (Ayanu et al., 2012; de Araujo Barbosa et al., 2015) y para obtener información sobre la biodiversidad (O'Connor et al., 2015;

Schmidtlein et al., 2012) (Tabla 2) promete superar algunas de las limitaciones de datos, aunque la derivación de información de datos de teledetección requiere el uso de modelos adicionales que traen sus propias fuentes de incertidumbre (Foody y Atkinson, 2002). En las secciones anteriores hemos ilustrado cómo se puede incorporar una mejor comprensión del proceso de biodiversidad para reducir la incertidumbre en los modelos ES. La incertidumbre introducida por una estructura de modelo seleccionada se puede evaluar comparando modelos de estructura diferente, como se hizo recientemente para los modelos de distribución de especies (Buisson et al., 2009; Morin y Thuiller, 2009). Dichas comparaciones se pueden utilizar para resaltar áreas o situaciones en las que los modelos están totalmente de acuerdo o en desacuerdo. Schulp y col. (2014a) siguieron este enfoque comparando mapas ES de cinco estudios distintos a escala europea, y esta práctica ahora está ganando vigencia para evaluar el valor de los nuevos desarrollos de modelos. Otra estrategia es el uso del modelo conjunto- S. Lavorel et al. / Indicadores ecológicos 74 (2017) 241-260 255 bles para pronósticos y evaluaciones. Esta estrategia, que es una práctica común para los modelos de proceso completo, ahora se está extendiendo para modelos basados ??en nichos y rasgos (por ejemplo, Araújo y New, 2007; Gritti et al., 2013; Thuiller et al., 2009). A medida que la disponibilidad de especies, la biodiversidad filogenética y funcional aumenta actualmente, junto con la información derivada de la teledetección, es probable que la disponibilidad de datos se vuelva menos limitante para el uso de modelos más avanzados (Tabla 2). Pero luego la incertidumbre en los datos de entrada de biodiversidad podría propagarse en los modelos ES (Dong et al., 2015). Luego, los investigadores deberán estimar los efectos del aumento de la complejidad del modelo tanto en la viabilidad de la parametrización como en la sensibilidad a la incertidumbre en los datos de entrada, y evaluar cuidadosamente los posibles desajustes en la escala temporal y espacial de los nuevos datos (Orth et al., 2015; Perrin et al., 2001). Primero, una fuente específica de incertidumbre en la evaluación de ES se relaciona con la escala de los datos de entrada. Aunque la selección de la escala de modelado debe basarse en los requisitos del usuario final (la escala de la decisión a tomar) (Grêt-Regamey et al., 2014b), la disponibilidad de datos limita seriamente los grados de libertad para la selección de datos de entrada . Siempre debe haber una coincidencia entre la resolución de la biota ESP y los datos ambientales. Esto se aplica en particular al clima, donde las capas reducidas deben estar disponibles o calculadas para una distribución adecuada de especies o un modelo de proceso. Por el contrario, también se debe tener cuidado al combinar mapas de suelo de alta resolución con datos de biota con una resolución más gruesa (Grêt-Regamey et al., 2014b). Los segundos modelos de extrapolación más allá del rango de datos de calibración son una fuente crítica de incertidumbre. Modelos estadísticos de caja negra, p. Algunos modelos fenomenológicos, basados ??en nichos o rasgos que se han (sobre) ajustado a los datos sin garantizar una estructura de modelo robusta son especialmente propensos a los efectos de la extrapolación. En general, para un análisis de los cambios temporales o para evaluar las opciones de gestión, los efectos proyectados deben compararse con la sensibilidad de los resultados del modelo frente a cambios de parámetros razonables: si la dirección del efecto cambia o si la magnitud de la respuesta es más débil que la sensibilidad del modelo, uno debe dudar en sacar conclusiones sólidas del modelo. Se pueden encontrar ejemplos de este enfoque en Lautenbach et al. (2011) y Schulp et al. (2014b). También es posible probar la sensibilidad hacia la incertidumbre en los datos de entrada, un enfoque seguido en Lautenbach et al. (2012b). Por lo tanto, los usuarios de mapas ES deben ser conscientes de las diferentes fuentes de incertidumbre y los creadores de mapas deben al menos enumerarlos con respecto a su aplicación. Además de este paso cualitativo, se debe

realizar una evaluación cuantitativa de las incertidumbres del resultado del modelo. Si los datos observados se utilizan para la parametrización y calibración del modelo, siempre debería ser posible cuantificar la incertidumbre asociada. Si no hay datos observados disponibles con los que se pueda comparar la salida del modelo, el análisis de sensibilidad es una opción para cuantificar las incertidumbres. Por último, la validación de los modelos ES es complicada por el hecho de que muchos ES no se pueden medir directamente. La purificación del agua, por ejemplo, debe basarse en datos de calidad del agua, no en tasas de purificación medidas (Lautenbach et al., 2012a). Por lo tanto, la validación del modelo a menudo está orientada a patrones, considerando datos proxy, e intenta al menos capturar el comportamiento del sistema en lugar de variables de proceso específicas. En última instancia, comparar las ganancias de una mejor comprensión del proceso biofísico con la posible propagación de incertidumbres en la biodiversidad y los datos del proceso del ecosistema determinará los beneficios netos del uso de modelos de complejidad biofísica creciente.

5. Conclusión

Para lograr la ambiciosa agenda política para la biodiversidad y apoyar el desarrollo sostenible que preserva y beneficia tanto al capital natural como a los servicios del ecosistema, aún se necesita un progreso considerable en la práctica de cuantificar la oferta de servicios del ecosistema. Hoy en día se dispone de una amplia gama de métodos, especialmente para sistemas terrestres, que permiten la incorporación de los efectos de la biodiversidad sobre el funcionamiento del ecosistema en evaluaciones cuantitativas y espacialmente explícitas del suministro de servicios del ecosistema. Hemos resumido las principales características, fortalezas y debilidades de los diferentes enfoques para mapear la oferta de ES, destacando su complementariedad según la escala, los objetivos y el contexto de la evaluación, las habilidades y los datos disponibles. La revisión de la práctica ilustra el efecto predominante de la escala en la selección del modelo, y la capacidad dentro de un solo estudio de caso para combinar diferentes tipos de modelos, de diversa complejidad y detalle en la representación de los efectos de la biodiversidad, dependiendo de los ES específicos de interés, habilidades y datos / Disponibilidad de recursos. Además, las categorías de modelos no son necesariamente exclusivas y puede haber más continuidad entre los enfoques. Los desarrollos de modelos recientes, con una hibridación innovadora entre tipos de modelos, ilustran cómo se puede incorporar una comprensión fundamental creciente sobre el papel de las diferentes facetas de la biodiversidad para el funcionamiento del ecosistema y los servicios del ecosistema en el modelado espacialmente explícito del suministro de servicios del ecosistema. A medida que aumenta la disponibilidad de datos de biodiversidad (especies, filogenéticos y funcionales) y se hace realidad el potencial de detección remota de la diversidad taxonómica y funcional, la aplicación de modelos más "realistas de la biodiversidad" debería poder pasar de la investigación a la práctica. Aún quedan desafíos considerables para que las evaluaciones abarquen las buenas prácticas en la cuantificación y validación de la incertidumbre del modelo, una investigación aguas arriba todavía debe abordarse. Por último, mientras que el mapeo del suministro de servicios de los ecosistemas terrestres está alcanzando una mayor madurez, la investigación de ecosistemas marinos aún está en pañales. La investigación urgente necesita una mejor comprensión de los efectos de la biodiversidad marina en el funcionamiento del ecosistema, y ¿en qué escala esto influye en el suministro de servicios del ecosistema. La disponibilidad de datos de alta resolución también demuestra ser un obstáculo que debe eliminarse antes de poder lograr una buena práctica.

Agradecimientos Este estudio fue financiado por el proyecto OPERAs FP7-ENV-2012-twostage-308393. AB y WC reconocen a Labex OT-Med (ANR-11-LABX-0061) financiado por el programa francés de Investissements d'Avenir de

la Agencia Nacional de Investigación (ANR) de Francia a través del
proyecto A * MIDEX (ANR-11-IDEX-0001 -02) Apéndice A. Datos
suplementarios Los datos complementarios asociados con este artículo se
pueden encontrar, en la versión en línea, en
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.015>.